Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	35	87–108	München, 15. 12. 1995

Die Entwicklung der großen *Democricetodon*-Arten und die Gattung *Collimys* (Cricetidae, Mamm.) im späten Mittelmiozän

Von KURT HEISSIG, München*)

Mit 5 Abbildungen, 7 Tabellen und 1 Tafel

Zusammenfassung

Erstmals seit 70 Jahren wird der Lectotypus von *Democricetodon gaillardi* (SCHAUB 1925) neu untersucht. Die Art ist nicht identisch mit den bisher hierher gestellten Funden von Sansan, sondern steht *D. affinis* (SCHAUB 1925) nahe, während die Form von Sansan als Vorläufer von *D. freisingensis* FAHLBUSCH 1964 gelten kann. Mit *Collimys transversus* n.sp. wird eine frühe Form dieser aus dem Obermiozän bekannten Gattung im Mittelmiozän beschrieben. Die Stücke zeigen im Gegensatz zur Typusart noch zahlreiche Anklänge an *Democricetodon* aff. *freisingensis* von Sansan, mit dem sie wohl nahe verwandt sind. Die Ergebnisse weisen auf eine frühe Radiation des zu *Kowalskia* FAHLBUSCH 1969 und *Rotundomys* MEIN 1965 führenden Zweiges von *Democricetodon* hin. *Collimys* DAXNER-HÖCK 1972 stellt eine Seitenlinie dar.

Summary

70 years after the original description the lectotype of *Democricetodon gaillardi* (SCHAUB 1925) is reexamined. The species is not identical with the assigned specimens from Sansan. It is a near relative of *D. affinis* (SCHAUB 1925), while the species from Sansan is a predecessor of *D. freisingensis* FAHLBUSCH 1964. An early member of the genus *Collimys* DAXNER-HÖCK 1972, hitherto known from the upper Miocene, is described as *Collimys transversus* n.sp. from the middle Miocene. It shows several similarities to *Democricetodon* aff. *freisingensis* from Sansan, not preserved in the upper Miocene type species, which may be due to a near relationship. These results point to an early radiation of the *Democricetodon* lineage leading to the later *Kowalskia* FAHLBUSCH 1969 and *Rotundomys* MEIN 1965. *Collimys* may be a side branch of this lineage.

*) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. KURT HEISSIG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10/II, 80333 München

Inhalt

1. Einleitung

Seit der Aufteilung der Gattung *Cricetodon* Lartet 1851 durch Fahlbusch (1964) ist auch dessen Gattung *Democricetodon* mit mehr oder weniger Berechtigung weiter aufgespalten worden. Die Fassung einzelner Arten wird durch die recht einheitliche morphologische Grundstruktur der Gattung, bei zugleich erheblichen Größenschwankungen der Populationen in der Zeit, erschwert. Lokale Sonderentwicklungen und Endemismen haben früher eindeutig erscheinende Korrelationen wieder in Zweifel gezogen.

Aus den morphologisch einheitlichen Arten des Mittelmiozäns, die bei *Democricetodon* verblieben, hebt sich die Art *Democricetodon gaillardi* (Schaub 1925) durch progressive Züge heraus. Als frühestes Vorkommen dieser Art galt bisher die südfranzösische Fundstelle Sansan, Referenzlokalität für die säugetierstratigraphische Einheit MN 6. Da in gleichzeitigen Lokalitäten des süddeutschen Molassebeckens die primitivere Art *Democricetodon mutilus* Fahlbusch 1964 vorkommt, aus der klassischen Lokalität Steinheim a. Aalbuch, der Referenzlokalität für MN 7 aber *D. gaillardi* und *D. affinis* (Schaub 1925) beschrieben waren, hoffte ich, durch eine Untersuchung des in den letzten Jahrzehnten dort neu ergrabenen Materials dem vermuteten Zusammenhang dieser Arten auf die Spur zu kommen.

Das untersuchte Material wird am Naturhistorischen Museum Basel (Abk. NMB) und am Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Abk. SNS) aufbewahrt. Vergleichsmaterial

wurde von der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (Abk. BSP) und anderen Sammlungen herangezogen. Die Vermessung erfolgte mit einem Meßmikroskop Wild-Censor bei 25facher Vergrößerung. Die Terminologie der Kronenelemente der Backenzähne wird in Anlehnung an WOOD & WILSON 1936 verwendet. Der Begriff Cingulum wird dabei auf niedrige Verschlußcingula des Sinus und der gegenüberliegenden Synklinen resp. Sinusids und Synkliniden, sowie auf niedrige Fortsetzungen von Antero- und Posteroloph bezw. -lophid beschränkt, die nicht die Höhe der übrigen Grate erreichen (Abb. 1).

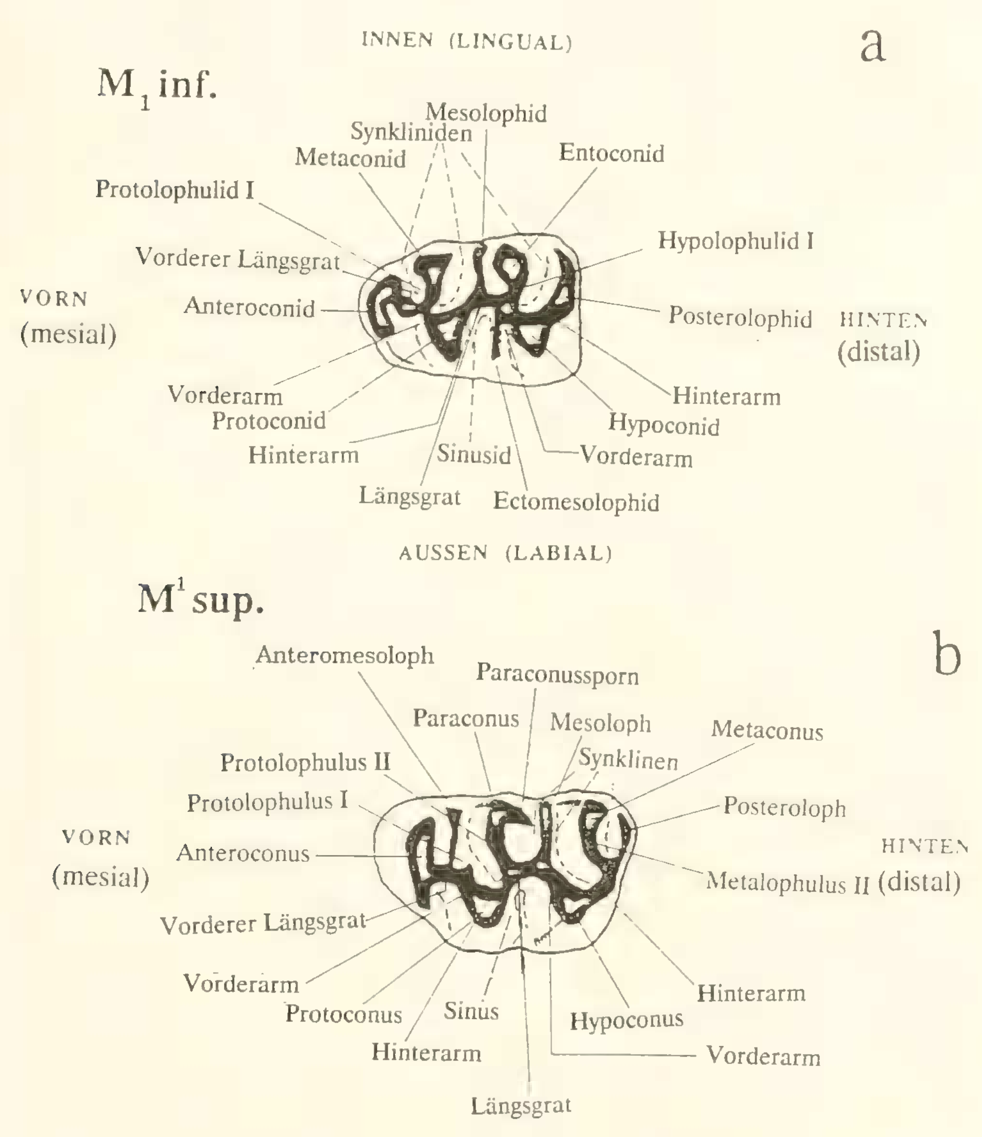


Abb. 1: Kronenelemente der Backenzähne von Cricetiden; a: unterer erster Molar, b: oberer erster Molar

Quersporne zwischen der Vorderknospe und der ersten Höckerreihe der ersten Molaren werden als Anteromesoloph, Anteromesolophid, Antentomesoloph und Antectomesolophid bezeichnet. Der Begriff Längsgrat wird informell für den Entoloph der oberen, das Ectolophid der unteren Molaren, aber auch für die von der Spitze des Anteroconus oder Anteroconids der ersten Molaren nach hinten gerichteten Elemente gebraucht, die zu den Höckern des ersten Paares vermitteln.

Für die Erlaubnis, das Material der genannten Museen zu bearbeiten, danke ich meinen Kollegen Dr. B. ENGESSER, Basel und Dr. E. HEIZMANN, Stuttgart herzlich. Für die Anfertigung der Stereoscan-Bilder danke ich Frau R. LIEBREICH und Herrn F. HÖCK, München. Herrn P. MEIN, Lyon danke ich herzlich für die Überlassung eines Abgusses der von SCHAUB 1925 abgebildeten Stücke von *Democricetodon affinis*. Für den freimütigen Informationsaustausch und die zahlreichen Diskussionen, die mit zu den Ergebnissen dieser Arbeit beigetragen haben, danke ich insbesondere Herrn Dr. V. FAHLBUSCH und Herrn Dr. TH. BOLLIGER.

2. Vergleiche der Arten

2.1. Taxonomischer Status

2.1.1. Art: *Democricetodon gaillardi* (SCHAUB 1925)

e. p. 1925 *Cricetodon gaillardi* n. sp. - SCHAUB, S. 28 ff. partim, Taf. 1, Fig. 9 (non Taf. 3, Fig. 10, 11)
non 1951 *Cricetodon gaillardi* SCHAUB - STEHLIN & SCHAUB, Abb. 235, 555
non 1961 *Cricetodon* aff. *gaillardi* SCHAUB - DEHM, S. 38
1964 *Democricetodon (Democric.) gaillardi* - FAHLBUSCH, S. 113
non 1964 *Democricetodon (Democricetodon) gaillardi freisingensis* nov. subsp. FAHLBUSCH, S. 45 ff., Abb. 1a, 2c, 30, 31, Taf. 4, Fig. 1–16
non 1972 *Democricetodon gaillardi* (SCHAUB) - BAUDELOT, S. 258 ff, Abb. 78, Taf. 13. Fig. 1–5.

Bemerkungen: SCHAUB hat seine neue Art *gaillardi* auf Materialien von Steinheim a. A. und Sansan aufgestellt. Einen Holotypus benennt er nicht. Er bezeichnet allerdings das Material von Steinheim als das vollständigste. Von dort bildete er auf Taf. 1 eine Mandibel ab, die also Abbildungs-Priorität hat. Die beiden oberen Molaren von Sansan, die er auf Taf. 3 abbildet, wurden als Sammlungsobjekte der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München im Jahre 1944 durch Kriegseinwirkung zerstört.

FAHLBUSCH (1964, S. 113) erklärte die Mandibel von Steinheim, die sich im Stuttgarter Staatlichen Museum für Naturkunde befindet, zum Lectotypus. Diese Bestimmung hat daher Priorität vor der BAUDELOTS, die 1972 einen der oberen Molaren zum „Holotypus" (richtig hätte es Lectotypus heißen müssen) erklärte, die zu diesem Zeitpunkt nicht mehr existierten, und die sie selbst infolgedessen auch nicht gesehen hatte.

Daß in STEHLIN & SCHAUB 1951 nur Stücke von Sansan als *D. gaillardi* abgebildet werden, ändert an der Prioritätsfrage nichts.

Locus typicus: Steinheim a.A.

Stratum typicum: Mittelmiozän (MN7)

Lectotypus: Rechte Mandibel mit I1 - M3, SNS 43551

Diagnose: Große Art der Gattung *Democricetodon* mit komplexem Bau der Backenzähne. Mesoloph und Mesolophid lang, als Zusatzelemente sind Anteromesoloph und Ectomesolophid häufig. Oberer M^3 groß, mit kaum reduzierter Kronenmorphologie. Vorderknospe des M_1 einfach, ohne zusätzliche Längsleisten, die des M^1 quer gedehnt aber ungeteilt.

Material: Von der Typuslokalität Steinheim liegen 7 Mandibeln und 12 Einzelzähne vor. Die Art ist bisher von keiner anderen Lokalität bekannt.

2.1.2. Art: *Democricetodon affinis* (SCHAUB 1925)

1925 *Cricetodon affine* n. spec. – SCHAUB, S. 25 ff, Taf. 1, Fig. 3, Taf. 3, Fig.8
non 1952 *Cricetodon affine* SCHAUB – DEHM S. 87
1964 *Democricetodon (Democ.) affinis affinis* (SCHAUB) – FAHLBUSCH, S. 36, Abb. 22

Bemerkungen: SCHAUB legte seiner Artkonzeption mittelgroße Stücke von La Grive zugrunde. Da eine Revision der Cricetiden aus diesem Fundstellenkomplex bisher aussteht, kann über den Umfang der Variation und die Abgrenzung gegenüber anderen Arten der Gattung *Democricetodon* nur Vorläufiges festgestellt werden. Die Stücke aus der Collection MAJOR in Basel, die den Eindruck einer einheitlichen Population machen, sind als Belege zu SCHAUB 1925 mit zur Beurteilung der Art heranzuziehen. Entsprechend ihrer Morphologie werden relativ große Exemplare von Steinheim mit einfacher gebauten Kronen auf diese Art bezogen.

Tabelle 1: Länge und Breite der unteren Molaren verschiedener *Democricetodon*-Arten
La Grive = Collection F. MAJOR am Naturhistorischen Museum Basel.
Betlinshsn.* = Betlinshausen, Werte nach BOON 1991, teilweise gerundet.
S. = Sansan, Werte aus BAUDELOT 1972.
Gigg. = Giggenhausen.

Democricetodon		M1						M2						M3					
		max	ϕ	min	N	s	V	max	ϕ	min	■	s	V	max	ϕ	min	N	s	V
affinis, La Grive	L	1,98	1,84	1,77	10	0,06	3,4	1,67	1,59	1,48	12	0,06	3,6	1,58	1,48	1,37	12	0,07	4,4
	B	1,35	1.25	1,19	10	0,05	4,0	1,39	1,34	1,30	12	0,02	1,7	1,33	1,19	1,08	12	0,06	5,1
affinis, Steinheim	L	1,84	1,72	1,62	13	0,22	12	1,73	1,55	1,48	11	0,07	4,7	1,51	1,43	1,36	7	0,08	5,3
	B	1,31	1,16	1,06	13	0,07	6,0	1,47	1,29	1,21	11	0,07	5,7	1,31	1,14	1,02	8	0,10	8,6
gaillardi, Steinheim	L	1,96	1,87	1,80	5	0,08	4,0	1,70	1,64	1,57	6	0,05	3,3	1,60	1,56	1,54	7	0,02	1,3
	B	1,31	1,27	1,18	5	0,05	4,2	1,48	1,38	1,34	6	0,05	3,8	1,37	1,29	1,20	7	0,06	4,7
aff.freisingensis S.	L	1,84	1,73	1,61	50			1,53	1,49	1,45	20			1,48	1,42	1,35	10		
	B	1,28	1,21	1,14	50			1,34	1,28	1,22	20			1,20	1,14	1,08	10		
freisingensis, Gigg.	L	1,97	1,86	1,74	12	0.08	4,1	1,71	1,62	1,51	11	0,07	4,6	1,62	1,53	1,46	8	0,06	3,9
	B	1,34	1,25	1,19	11	0,04	3,5	1,45	1,33	1,22	12	0,08	5,9	1,36	1,20	1,06	8	0,09	7,5
mutilus Langenmoosen	L	1,80	1,68	1,55	16	0,08	4,9	1,60	1,50	1,40	14	0,07	4,8	1,40	1,36	1,31	3		
	B	1,21	1,14	1,06	18	0,05	4,0	1,32	1,26	1,32	13	0,05	4,2	1,11	1,08	1,05	3		
mutilus, Betlinshsn.*	L	1,80	1,71	1,60	15	0,07	4,0	1,61	1,52	1,43	9	0,08	5,1	1,34	1,25	1,18	6	0,06	4,6
	B	1,31	1,22	1,14	15	0,06	4,8	1,38	1,31	1,21	9	0,07	5,0	1,15	1,02	0,91	6	0,09	8,1

Locus typicus: La Grive (M)

Stratum typicum: Mittelmiozän (MN7)

Lectotypus: Linke Mandibel LG 132, Univ. Lyon

Diagnose: Mittelgroße bis große Art der Gattung *Democricetodon* mit einfacher Kronenmorphologie. Mesoloph und Mesolophid kurz, vorderer Quersporn (Anteromesoloph) der M^1 und Ectomesolophid der unteren Molaren fehlt meist. Metaconid der M_1 nicht an das Anteroconid angenähert. Dieses ist einfach, oft mit gerundeter Lingualflanke. Vorderknospe des M^1 quer gedehnt, aber nicht geteilt. Oberer M^3 verkürzt, mit stark reduzierter Hinterhälfte.

Material: Von der Typuslokalität La Grive St. Alban sind Spalten verschiedenen Alters bekannt. Das mir vorliegende Material der Sammlung MAJOR in Basel umfaßt 16 Mandibeln und 24 Maxillen mit meist unvollständiger Backenzahnreihe. Dazu kommen von Steinheim a. A. drei Mandibeln, zwei Maxillen und 49 Einzelzähne.

2.1.3. Art: *Democricetodon mutilus* (FAHLBUSCH 1964) (ältere Synonyme siehe FAHLBUSCH 1964, S. 36)

1964 *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus* nov. subsp. – FAHLBUSCH 1964, S. 36 ff., Abb. 20, 21, 23–27, Taf. 2, Fig. 23–26, Taf. 3, Fig. 1–23.
1982 *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH, 1964 – WU, S. 47 ff, Abb. 3–5.
1986 *Democricetodon mutilus* – ZIEGLER & FAHLBUSCH, S. 40.
1991 *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH, 1964 – BOON, S. 70 ff, Abb., 21–23, Taf. 5, Fig. 10–21.
1992 *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH, 1964 – BOLLIGER, S. 144, Abb. 75, 78.
1993 *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH, 1964 – SCHÖTZ, S. 159 ff., Abb., 1, 2, 4, Taf. 3.
1993 *Democricetodon mutilus* FAHLBUSCH, 1964 – KALIN, S. 119, Abb. 74.

Bemerkungen: Die von FAHLBUSCH 1964 als Unterart von *D. affinis* SCHAUB 1925 beschriebene Form wird heute generell als eigene Art aufgefaßt. Das ist wegen morphologischer Unterschiede und einer gewissen Größendifferenz der Typusmaterialien von *D. affinis* und *D. mutilus* berechtigt.

Tabelle 2: Länge und Breite der oberen Molaren verschiedener *Democricetodon*-Arten
La Grive = Collection F. MAJOR am Naturhistorischen Museum Basel.
Betlinshsn.* = Betlinshausen, Werte nach BOON 1991, teilweise gerundet.
S. = Sansan, Werte aus BAUDELOT 1972.
Gigg. = Giggenhausen

Democricetodon		M1 max	ϕ	min	N	s	V	M2 max	ϕ	min	N	s	V	M3 max	ϕ	min	N	s	V
affinis, La Grive	L	2,10	1,96	1,91	20	0,07	3,8	1,59	1,53	1,43	18	0,07	3,6	1,26	1,23	1,20	2		
	B	1,40	1,32	1,25	19	0,05	3,5	1,48	1,32	1,21	18	0,06	4,9	1,22	1,20	1,17	2		
affinis, Steinheim	L	2,17	1,94	1,83	14	0,09	4,6	1,70	1,52	1,40	11	0,08	5,1	1,22	1,16	1,11	7	0,04	3,5
	B	1,55	1,30	1,14	17	0,1	7,4	1,44	1,31	1,21	11	0,06	4,8	1,22	1,17	1,11	7	0,10	8,8
gaillardi, Steinheim	L	2,14	2,00	1,80	4			1,63	1,56	1,49	3			1,30	1,22	1,14	2		
	B	1,49	1,36	1,25	5	0,08	6,2	1,32	1,29	1,27	3			1,28	1,22	1,15	2		
aff. freisingensis, S.	L	2,06	1,90	1,74	68			1,52	1,44	1,36	31			1,26	1,18	1,10	8		
	B	1,40	1,31	1,22	68			1,42	1,37	1,32	31			1,28	1,25	1,22	8		
freisingensis, Gigg.	L	2,20	2,06	1,93	11	0,08	4,1	1,57	1,46	1,27	8	0,10	7,0	1,40	1,21	1,08	9	0,1	8,1
	B	1,41	1,33	1,25	12	0,05	3,8	1,45	1,36	1,26	8	0,06	4,1	1,46	1,25	1,17	9	0,1	7,8
mutilus Langenmoosen	L	2,10	1,96	1,68	18	0,11	5,6	1,55	1,45	1,30	19	0,05	3,6	1,15	1,08	1,01	4		
	B	1,40	1,30	1,19	15	0,06	5,0	1,30	1,25	1,15	19	0,04	3,6	1,22	1,13	1,04	4		
mutilus, Betlinsh.*	L	1,98	1,88	1,72	7	0,11	5,6	1,63	1,54	1,46	10	0,05	3,6	1,09	1,07	1,04	2		
	B	1,45	1,29	1,20	7	0,11	8,4	1,50	1,39	1,27	10	0,07	5,1	1,06	1,02	0,97	2		

Erst in neuerer Zeit hat sich herausgestellt, daß diese Populationen durch einen sehr viel größeren stratigraphischen Abstand getrennt sind als ursprunglich angenommen. Die inzwischen besser verfolgbare Geschichte der Art zeigt erhebliche Größenschwankungen in der Zeit, doch bedarf es noch eingehenderer Untersuchungenn um zu einer Gesamtwertung zu gelangen.

Locus typicus: Langenmoosen

Stratum typicum: Ältere Serie der Oberen Süßwassermolasse, MN 5 (tieferer Teil)

Holotypus: M_1 li., BSP 1951 XXVII 100

Diagnose: Siehe FAHLBUSCH 1964, S. 36

2.1.4. Art: *Democricetodon freisingensis* (FAHLBUSCH 1964)

1964 *Democricetodon (Democricetodon) gaillardi freisingensis* nov. subsp. - FAHLBUSCH, S. 45 ff., Abb. b 1a, 2c, 30, 31, Taf. 4, Fig. 1–16

v 1964 *Democricetodon (Democricetodon) affinis* cf. *mutilus* nov. subsp. - FAHLBUSCH, S. 44, Abb. 29.
1972 *Democricetodon gaillardi freisingensis* FAHLBUSCH 1964 - ENGESSER, S. 262 ff., Abb. 103–105/1.
1993 *Democricetodon* cf. *freisingensis* FAHLBUSCH 1964 - KALIN, S. 127 f., Abb. 77.

Bemerkungen: FAHLBUSCH (1964) beschrieb die Form als Unterart von *D. gaillardi* SCHAUB 1925 unter der Voraussetzung, daß die Form von Sansan diese Art repräsentiert. Da dies nicht der Fall ist (s.o.), muß sie als eigene Art aufgefaßt werden, wie dies KALIN (1993: 127) ohne Kommentar tut. Die Frage, ob die zweifellos nahe verwandte, jedoch etwas kleinere Form von Sansan nun zu *D. freisingensis* zu stellen ist, lasse ich offen.

Locus typicus: Giggenhausen

Stratum typicum: Jüngere Serie der Oberen Süßwassermolasse, MN 8 (höherer Teil)

Holotypus: M_1 li., BSP 1952 XIV 97

Diagnose: Siehe FAHLBUSCH 1964, S. 45

2.1.5. Art: *Collimys primus* DAXNER-HÖCK 1972

1972 *Collimys primus* nov. gen. nov. sp. - DAXNER-HOCK, S. 145, Abb. 3.

Bemerkungen: Bei DAXNER-HOCK umfaßt die Artidagnose auch die Gattungsdiagnose. Um auch die weitaus primitivere Form aus dem Mittelmiozän aufnehmen zu können, kann nur ein Teil der Merkmale aus der Diagnose der Typusart in die Gattungsdiagnose eingehen (s.u.).

Locus typicus: Eichkogel bei Mödling, Niederösterreich

Stratum typicum: Pont (Pannon H), MN 10

Holotypus: M^1 li., Universitätsinstitut Wien 153/3/1

Diagnose: Siehe DAXNER-HÖCK 1972, S. 145

Material: 4 Einzelzähne von der Typlokalität

2.1.6. Art: *Collimys transversus* n.sp.

v? 1993 *Democricetodon* nov. sp. - KALIN, S. 126, Abb. 64, 78, 79

Bemerkungen: Die Gattungsdiagnose, die bisher auf den 4 Zähnen der Typusserie beruhte, muß, um die vorliegende primitivere Art mit zu umfassen, auf die gemeinsamen Merkmale beider Arten beschränkt werden.

Gattungsdiagnose (Neufassung): Cricetide mit voluminösen Zahnhöckern und fissurenartig verengten Zahngruben. Transversale Synklinen und Synklinide gestreckt und weniger in die Längsrichtung gedreht als bei *Demo-* oder *Megacricetodon*. Die kräftigen vorderen Quersporne, Mesolophe und Mesolophide sind lamellenartig erhöht und werden früh in die Kaufläche einbezogen. Anteroconus und Anteroconid ungeteilt, breit. M_3 mit langem Mesolophid, das die Innenwand erreicht. Abkauung in einer ebenen Fläche, über die anfangs die posttriten Höcker isoliert emporragen.

Derivatio nominis: Nach dem gegenüber *Democricetodon* mehr transversalen Verlauf der Synklinen

Holotypus: M^1 re., NMB Sth. 106 H1

Locus typicus: Steinheim am Aalbuch

Stratum typicum: Astaracium (MN 7)

Diagnose: Primitive Art der Gattung *Collimys* mit fast ganz niederkronigen Backenzähnen aber weitgehend ebener Kauflache. Untere Molaren mit langen und kraftigen

Tabelle 3: Länge und Breite der unteren Molaren verschiedener *Collimys*-Populationen

* = Werte aus KALIN 1993

** = Werte aus DAXNER-HOCK 1972

Collimys		M1 max	ϕ	min	N	M2 max	ϕ	Min	N	M3 max	ϕ	min	N
transversus, Steinheim	L	1,68	1,62	1,56	3	1,45	1,40	1,35	2	nicht meßbar			
	B	1,15	1,08	1.03	4	1,15	1,14	1,12	2	nicht meßbar			
sp. Nebelbergweg *	L	2,08	1,86	1,70	7	1,66	1,60	1,52	4	1,52	1,51	1,48	6
	B	1,20	1,15	1,04	7	1,30	1,26	1,18	4	1,28	1,13	1,04	6
primus, Eichkogel**	L		1,80		1						1,32		1
	B		1,16		1								

Tabelle 4: Länge und Breite der oberen Molaren verschiedener *Collimys*-Populationen

* = Werte aus KALIN 1993

** = Werte aus DAXNER-HOCK 1972

Collimys		M1 max	ϕ	min	N	M2 max	ϕ	Min	N	M3 max	ϕ	min	N
transversus, Steinheim	L	1,86	1,80	1,70	4	1,37	1,37	1,36	2	1,20	1,15	1,10	2
	B	1,21	1,13	1.06	4	1,22	1,22	1,22	2	1,20	1,15	1,09	2
sp. Nebelbergweg *	L	2,12	1,98	1,90	4	1,48	1,42	1,32	5	1,16	1,12	1,08	4
	B	1,28	1,16	1,04	4	1,28	1,24	1,20	5	1,18	1,12	1,08	4
primus, Eichkogel**	L		1,96		1		1,28		1				
	B		1,28		1		1,16		1				

Ectomesolophiden. Vorderknospe des M_1 mit rückwärtiger Komplizierung, meist Verdoppelung des Längsgrats aber kaum Teilung des Anteroconids. Obere Molaren mit langem und kräftigem Mesoloph. M^1 mit breiter Vorderknospe ohne Spaltung und langem, starkem Anteromesoloph. Sinus und Sinusid sind ebenso eng wie die Synklinen. Sie verlaufen transversal und sind meist nicht gebogen. Cingula schwach bis fehlend.

Material: 14 Einzelzähne von der Typlokalität

2.2. Präzisierung von *Democricetodon gaillardi* und *D. affinis*

2.2.1. Vergleich der Typusexemplare von *D. gaillardi* und *D. affinis*

Die beiden Typusexemplare lassen sich wegen unterschiedlicher Abkauung nicht gut vergleichen. Dem geringen Größenunterschied kann kaum Bedeutung beigemessen werden. Die Abbildung SCHAUBS (1925, Taf. 1, Fig. 9) beruht nicht allein auf dem später designierten Lectotypus. Sie zeigt vielmehr eine Kombination von Merkmalen dieses Exemplars mit denen eines zweiten, ebenfalls in der Stuttgarter Sammlung befindlichen. Die Abbildung genügt daher nicht zur Beurteilung des Typusexemplars.

Morphologisch fällt beim M_1 das kräftige Ectomesolophid bei *D. gaillardi* auf, das *D. affinis* fehlt. Der M_2 hat dieses Element, im Gegensatz zur Abbildung SCHAUBS (Taf. 1, Fig. 9) bei den Typen beider Arten nicht. Der M_3 hat bei *D. gaillardi* ein selbständiges, gut entwickeltes Mesolophid, das die Innenwand erreicht. Bei *D. affinis* fehlt es. Da dieser Zahn nicht, wie man annehmen konnte, einer allmählichen Reduktion unterliegt, sondern bei *Democricetodon* eher morphologisch ausgebaut wird, ist auch diese Merkmalsausprägung bei *D. gaillardi* progressiv. Bei den vorderen Molaren ist das Mesolophid bei *D. affinis* kurz, bei *D. gaillardi* lang.

Während bei *D. affinis* am M_1 nur ein Metalophulid I entwickelt ist, ist beim M_1 von *D. gaillardi* auch ein genau transversal gestelltes Metalophulid II vorhanden, das stärker ist als

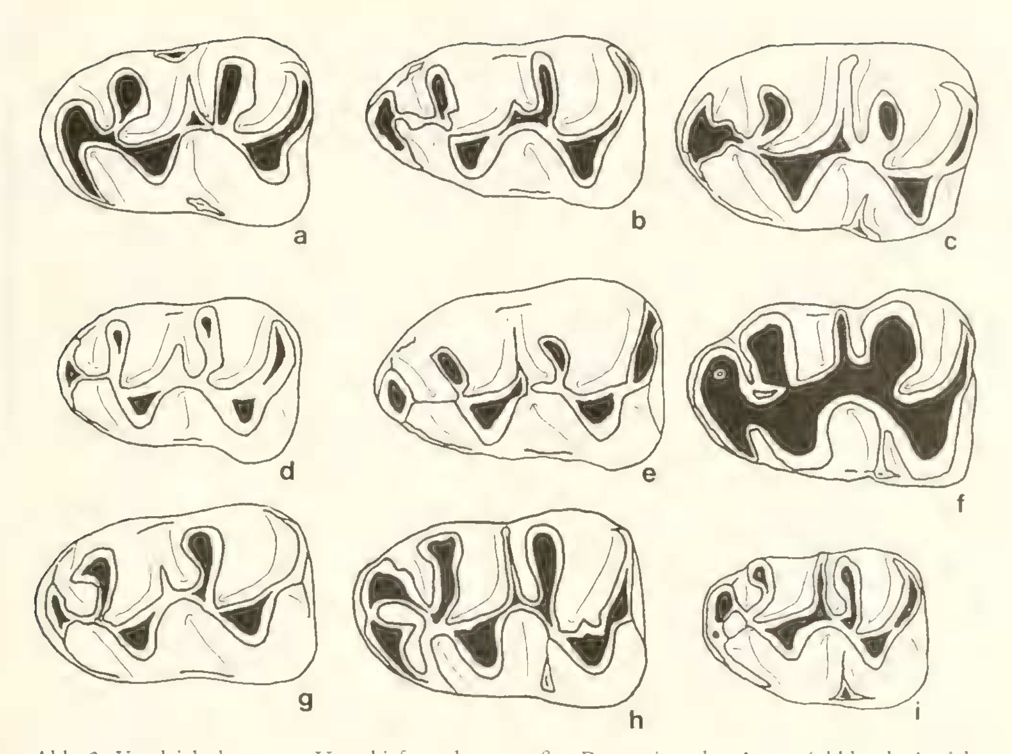


Abb. 2: Vergleich der ersten Unterkiefermolaren großer *Democricetodon*-Arten, (okklusale Ansicht, × 20 vergr., als linke abgebildet)

a: *D. affinis* La Grive, NMB LG 5126 invers, b: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40221, c: *D. gaillardi*, Steinheim, SNS 46028, d: *D. affinis* La Grive, Lyon, Orig. z. SCHAUB 1925, invers, e: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40004, f: *D. gaillardi*, Steinheim, SNS 43551, Lectotypus, Neuzeichnung, g: *D. mutilus*, Langenmoosen, BSP 1951 XXVII 280, umgezeichnet aus FAHLBUSCH 1964, h: *D. freisingensis*, Giggenhausen, BSP 1952 XIV 90, umgezeichnet aus FAHLBUSCH 1964, i: *D.* aff. *freisingensis*, Sansan NMB, Orig. z. STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 555.

Metalophulid I. Beim M_1 von *D. affinis* ist das Metalophulid I stärker nach vorn gerichtet als bei *D. gaillardi*, so daß es bei dieser Art den Protoconid-Vorderarm weit hinter dem Anterolophid trifft. Bei *D. affinis* berührt ihr Vereinigungspunkt das Anterolophid. Ob diese Unterschiede die Trennung von Arten erlauben, kann nur ein Blick auf ganze Populationen zeigen.

2.2.2. Vergleich der Populationen von Steinheim und La Grive

Vergleicht man die Gesamtmenge der unteren Molaren von großen *Democricetodon*-Arten aus Steinheim mit der von La Grive, so zeigt sich, daß unter dem Material von Steinheim eine Anzahl von Zähnen ein Ectomesolophid unterschiedlicher Stärke besitzt, während in La Grive unter 22 untersuchten Zähnen nur ein einziger einen Ansatz dazu zeigt. Diese Häufigkeit entspricht etwa der dieses Merkmals bei *D. mutilus* von Langenmoosen, während dessen Häufigkeit in Steinheim etwa der bei *D. gracilis* von Langenmoosen entspricht. Damit stellt sich die Frage, ob es sich in Steinheim um eine einheitliche Population von *D. gaillardi* handelt, bei der dieses Merkmal geringfügig häufiger auftritt als bei *D. affinis*, oder ob sich unter den Exemplaren von Steinheim zwei Populationen trennen lassen, von denen eine die Typuspopulation von *D. gaillardi* ist.

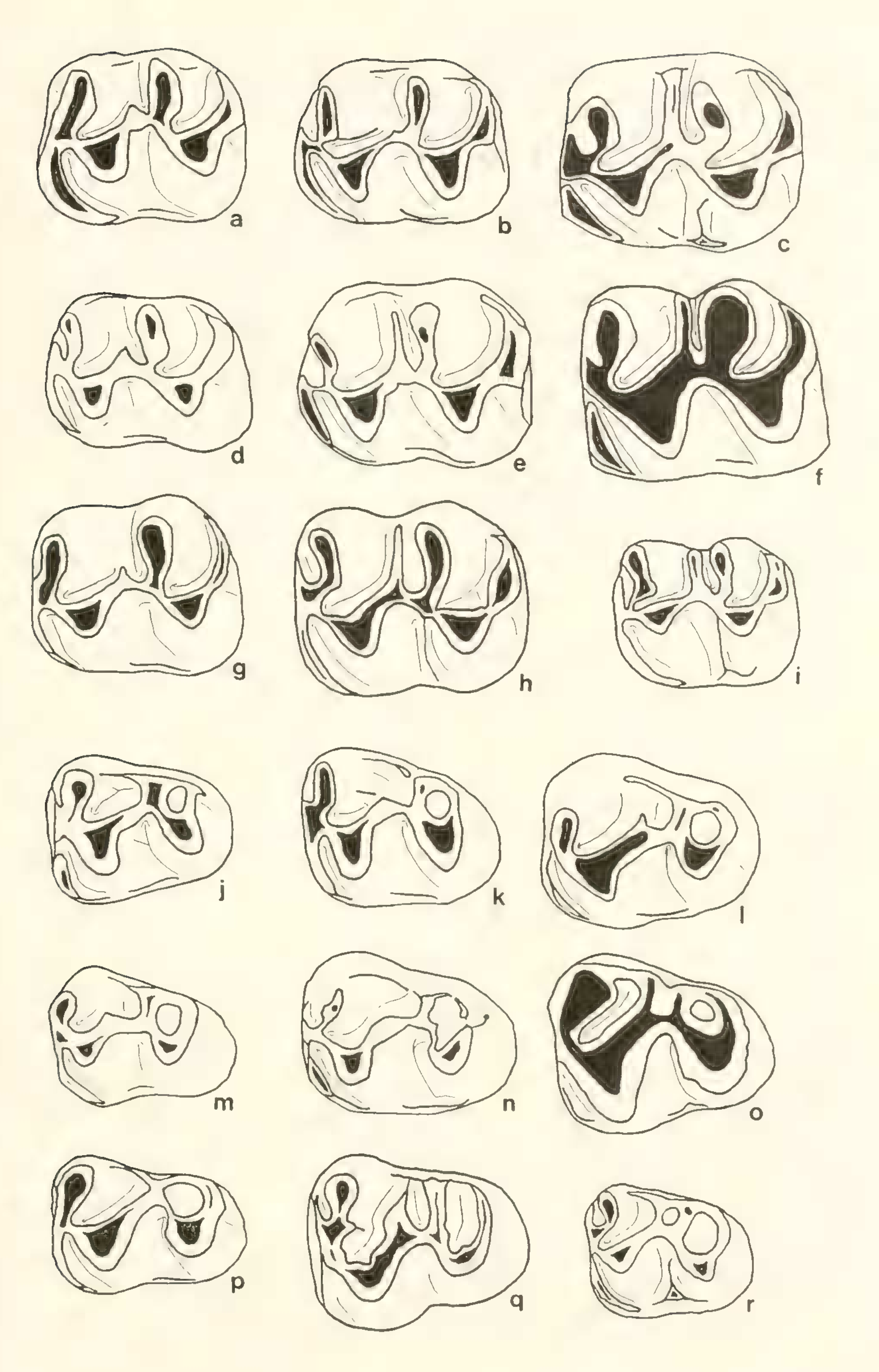
Tabelle 5: Merkmalsverteilung in Steinheim und La Grive, untere Molaren

Merkmal	Steinheim gesamt	Steinheim "affinis"	Steinheim "gaillardi" Typ	Steinheim "gaillardi" Population	La Grive affinis Typ	La Grive affinis Population
Mesolophid M1 lang	25%	0%	+	80%	-	11%
mittel	19%	18%	-	20%	-	56%
kurz	56%	82%	-	0%	+	33%
M2 lang	29%	0%	+	100%	-	0%
mittel	24%	36%	-	0%	-	31%
kurz	42%	64%	-	0%	+	69%
M3 lang	8%	0%	+	17%	-	15%
kurz	54%	86%	-	17%	+	46%
fehlt	31%	14%	-	66%	-	39%
Metalophulid II M1 vorh.	13%	9%	+	25%	-	14%
fehlt	87%	91%	-	75%	+	86%
Metalophulid I M1 transvers.	27%	36%	-	0%	+	17%
nach vorn	60%	55%	-	75%	-	83%
stark nach vorn	13%	9%	+	25%	-	0%
M2 transversal	31%	18%	+	60%	-	9%
nach vorn	50%	55%	-	40%	+	73%
stark nach vorn	19%	27%	-	0%	-	18%
Ectomesolophid M1 vorhanden	13%	0%	+	40%	-	0%
schwach	13%	0%	-	40%	-	11%
fehlt	66%	100%	-	20%	+	89%
M2 vorhanden	6%	0%	-	17%	-	0%
schwach	12%	0%	-	33%	-	0%
fehlt	72%	100%	+	50%	+	100%

Betrachtet man unter den Merkmalen, die die Typen beider Arten unterscheiden, die Länge des Mesolophids, so zeigt sich, daß diese mit dem Auftreten des Ectomesolophids stark korreliert ist. Ein Ectomesolophid kommt nur bei Zähnen mit langem Mesolophid vor, eine schwache Andeutung kann auch bei halblangem Mesolophid noch vorkommen. Diese Korre-

Abb. 3: Vergleich der zweiten und dritten Unterkiefermolaren großer *Democricetodon*-Arten, (okklusale Ansicht, × 20 vergr., als linke abgebildet), a–i M_2, j–r M_3

a: *D. affinis* La Grive, NMB LG 5126 invers, b: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40221, c: D. *gaillardi*, Steinheim, SNS 46028, d: *D. affinis* La Grive, Lyon, Orig. z. Schaub 1925, invers, e: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40004, f: *D. gaillardi*, Steinheim, SNS 43551, Lectotyp, Neuzeichnung, g: *D. mutilus*, Langenmoosen, BSP 1951 XXVII 119, umgezeichnet aus Fahlbusch 1964, h: *D. freisingensis*, Giggenhausen, BSP 1952 XIV 78, invers, umgezeichnet aus Fahlbusch 1964, i: *D.* aff. *freisingensis*, Sansan NMB, Orig. z. Stehlin & Schaub 1951, Abb. 555, j: *D. affinis* La Grive, NMB LG 5126 invers, k: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40221, l: *D. gaillardi*, Steinheim, SNS 46028, m: *D. affinis* La Grive, Lyon, Orig. z. Schaub 1925, invers, n: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40004, o: *D. gaillardi*, Steinheim, SNS 43551, Lectotypus, Neuzeichnung, p: *D. mutilus*, Sandelzhausen, BSP 1959 II 219, umgezeichnet aus Fahlbusch 1964, q: *D. freisingensis*, Giggenhausen, BSP 1952 XIV 217, umgezeichnet aus Fahlbusch 1964, r: *D.* aff. *freisingensis*, Sansan NMB, Orig. z. Stehlin & Schaub 1951, Abb. 555.


a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r

lation gilt nicht für die Stücke von *D. gracilis* und *D. mutilus*, die FAHLBUSCH (1964) abbildet. Ich betrachte daher diese Koppelung als Argument für die Abtrennung der Art *D. gaillardi* aus der Gesamtmenge großer *Democricetodon*-Exemplare von Steinheim.

Trennt man die Exemplare mit langem Mesolophid der vorderen Molaren ab, so entspricht die Häufigkeit kurzer und mittellanger Mesolophide der Restmenge bei den M_2 genau der Verteilung bei der Typuspopulation von *D. affinis* von La Grive. Bei den M_1 sind die Verhältnisse anders, auch bei der Betrachtung der Gesamtmenge.

Die übrigen Merkmale, in denen sich die Typusexemplare unterscheiden, erweisen sich als variabel. Weder das Auftreten von Relikten eines Metalophulids II beim M_1 noch die Richtung des Metalophulids I lassen sich mit zur Trennung der Arten heranziehen.

Der progressive Ausbau des M_3 betrifft beide Formen. Seine Ausprägung ist variabel. Auch unter den Zähnen, die durch die vorderen Zähne derselben Mandibel als *D. gaillardi* bestimmt sind, findet sich außer beim Typusexemplar bei keinem Stück mehr als eine kurze Verdickung anstelle eines eigenständigen Mesolophids. Bei einigen Einzelzähnen findet sich hier ein Sporn, der aber im Gegensatz zum Typ von *D. gaillardi* nicht nach lingual zum Innenrand strebt, sondern schräg nach vorn zum Metaconid, das der Sporn allerdings nicht erreicht. Diese Zähne werden provisorisch zu *D. affinis* gestellt.

SCHAUB (1925) hat keine oberen Zähne von Steinheim zu *D. gaillardi* gestellt, sondern zwei Molaren von Sansan abgebildet. Traditionell werden seither Stücke mit komplexerem Bau, insbesondere M^1 mit vorderem Quersporn und längerem Mesoloph zu dieser Art gestellt. Solche M^1 kommen in Steinheim vor, nicht jedoch in La Grive, wo nur gelegentlich ein vorderer Quersporn angedeutet ist.

Ein zweiter Unterschied zwischen den Gesamtmengen von Steinheim und La Grive ist das Auftreten eines zweiten, wesentlich größeren Typs von M^3 in Steinheim, der in La Grive nicht bekannt ist. Es sind davon nur Einzelzähne bekannt, während der kleinere Typ im Kiefer zusammen mit einem M^1 mit kurzem Mesoloph erhalten ist. Entsprechend dem Befund bei anderen Merkmalen wird diese Erweiterung des Merkmalsbestandes in Steinheim dem Auftreten von *D. gaillardi* zugeschrieben. Unter den M^2 ist kein Exemplar bekannt, das sich - z.B. durch einen langen Mesoloph - als *D. gaillardi* identifizieren läßt. Es ließen sich auch keine weiteren Merkmalskomplexe ermitteln, die eine Unterscheidung der Arten erlaubten.

Verteilt man die bestimmbaren Zähne von Steinheim auf die Arten *D. affinis* und *D. gaillardi* so ergeben sich für die Zahnpositionen etwa vergleichbare Werte:

	D. affinis	*D. gaillardi*
M_1	69%	31%
M_2	65%	35%
M_3	54%	46%
M^1	76%	24%
M^3	67%	33%

2.3. Vergleich von *Democricetodon mutilus* und *D. affinis*

FAHLBUSCH beschrieb 1964 eine neue Unterart von *Democricetodon affinis* SCHAUB als *Democricetodon (Democricetodon) affinis mutilus* nov. subsp.. WU (1982) betrachtet sie ohne Kommentar als eigenständige Art, wie dies die späteren Autoren ebenfalls handhaben. Als Unterschiede zu *D. affinis* führt FAHLBUSCH (1964: 89) folgende Merkmale an:

Durchschnittlich geringere Größe, Form der Vorderknospe der M_1, längeres Mesolophid, eine spornartige Ausbuchtung des Metaconids nach vorn am M_1, eine breitere Vorderknospe des M_1, stärkere Verschmälerung des M_3 nach hinten und möglicherweise tiefere Außenbucht bei diesem Zahn.

Tabelle 6: Merkmalsvergleich von *Democricetodon mutilus* und *D. affinis*

Merkmal	Democricetodon mutilus Langenmoosen	Laimering 3	Goldberg	Democricetodon affinis La Grive
Linguales Cg. des Anteroconids hoch	58%	53%	33%	25%
niedrig	42%	47%	67%	75%
Vorderer Metaconidsporn am M1 vorh.	82%	39%	49%	11%
fehlt	18%	61%	51%	89%
Mesolophid M1 kurz	38%	44%	41%	25%
mittel	46%	44%	45%	63%
lang	16%	12%	14%	12%
Mesolophid M2 kurz	25%	50%	71%	73%
mittel	69%	20%	21%	9%
lang	6%	30%	8%	18%
Mesolophid M3 fehlt	100%	60%	91%	42%
kurz	0%	40%	0%	33%
lang	0%	0%	9%	25%
Cingulum vor Anteroloph des M1 fehlt	100%	77%	87%	53%
vorhanden	0%	23%	13%	47%
Anteroconus breit	17%	23%	42%	93%
schmal	87%	77%	58%	7%
Mesoloph M1 kurz	0%	42%	34%	20%
mittel	33%	54%	62%	67%
lang	67%	4%	4%	13%
Protolophulus I des M1 fehlt	33%	50%	39%	27%
schwach	50%	35%	47%	38%
vorhanden	17%	15%	14%	35%

Im Lichte eines sehr viel umfangreicheren Materials aus der Oberen Süßwassermolasse Bayerns, das allgemein zu *D. mutilus* gestellt wird, muß die Größe als relevantes Merkmal gestrichen werden, da die Entwicklungslinie von *D. mutilus* mehrfachen Schwankungen unterworfen ist und wenigstens zu zwei verschiedenen Zeiten der Größe von *D. affinis* etwa entspricht. Die morphologischen Differenzen, die Fahlbusch (1964, S. 89) angibt, gelten ohne Abstriche für die Typuspopulationen, doch zeigt die Untersuchung zeitlich dazwischen liegender Populationen, daß einige Merkmale sich innerhalb der Art *D. mutilus* verschieben und so bei jüngeren Populationen eine gewissen Annaherung an *D. affinis* bewirken (siehe Tab. 6).

Merkmale, bei denen dies nicht der Fall ist, wie z. B. das scharfe und hohe linguale Cingulum am Anteroconid des M_1 oder der vordere Metaconidsporn desselben Zahnes, sind demnach gute Artmerkmale, während die anderen, insbesonders die Länge des Mesolophids und Mesolophs einem allgemeinen Entwicklungstrend (zur Verkürzung) unterliegen. Ebenso können die Verlängerung des M_1, die sich im Auftreten eines unabhängigen Mesolophids ausdrückt, und die Verbreiterung des Anteroconus des M^1 als Entwicklungstrends angesehen werden, die jedoch zwischen den jüngsten Vertretern von *D. mutilus* aus Laimering 3 und vom Goldberg und der Typuspopulation von La Grive einen Sprung zeigen, der wohl auf eine Zeitdifferenz zurückgeht. Die oberen M^3 lassen jedoch bei den verschiedenen Populationen von *D. mutilus* noch keine Anzeichen erkennen, daß sich das hintere Höckerpaar wieder deutlicher abzeichnet, das bei *D. affinis* klein aber voll entwickelt ist.

Nach dieser Analyse gehören die Populationen der Oberen Süßwassermolasse und die aus den Kalken des Riessees zu *Democricetodon mutilus*, auch wenn manche schon fortgeschrittene Merkmalshäufigkeiten zeigen. Sehr wahrscheinlich ist die Wurzel von *Democricetodon affinis* nicht in *D. mutilus* sondern in der verwandten, kleineren Form von Vieux Collonges zu suchen, bei der Fahlbusch (1964, S. 90) anmerkt, daß der Metaconidsporn fehlt.

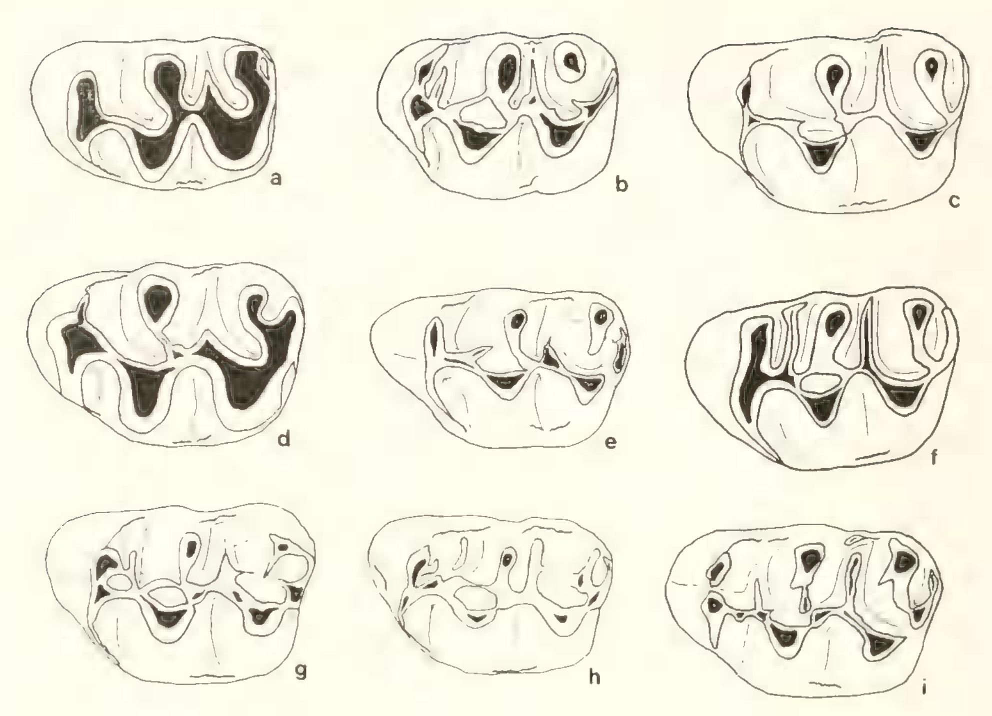


Abb. 4: Vergleich der ersten Oberkiefermolaren großer *Democricetodon*-Arten, (okklusale Ansicht, × 20 vergr., als linke abgebildet),

a: *D. affinis* La Grive, Lyon, Orig. z. Schaub 1925, invers, b: *D. affinis* La Grive, NMB Coll. Major, komplizierter Morphotyp, c: *D. mutilus*, Langenmoosen, BSP 1951 XXVII 134, invers, umgezeichnet aus Fahlbusch 1964, d: *D. affinis*, Steinheim, SNS 46031, e: *D. affinis*, Steinheim, NMB Sth 106/H3, invers, f: *D. freisingensis*, Giggenhausen, BSP 1952 XIV 51, invers, umgezeichnet aus Fahlbusch 1964, g: *D. gaillardi*, Steinheim, NMB Sth 42/F4 invers, h: *D. gaillardi*, Steinheim, NMB Sth 42/F1, invers, i: *D.* aff. *freisingensis*, Sansan BSP 1991 XV 16, invers.

2.4. „*Democricetodon gaillardi*" auct. von Sansan und die Typus-Population

Schaub (1925, S. 28 f.) selbst hat seine Art *Cricetodon gaillardi* von Anfang an auf Stücke von Steinheim und Sansan begründet. Später, in Stehlin & Schaub (1951, Abb. 235, 555) bildet er nur mehr Stücke von Sansan ab. Spätere Autoren haben sich bei der Beurteilung dieser Art vor allem auf die Population von Sansan gestützt, auch wenn eine Mandibel von Steinheim zum Lectotypus erklärt wurde. Die Ursache für die Identifizierung beider Populationen mit derselben Art liegt aber vor allem in einem ähnlichen Komplikationsgrad der Molaren. Es läßt sich jedoch zeigen, daß einige charakteristische Unterschiede bestehen, die nicht als Entwicklungstrend und damit als Ausdruck eines Zeitunterschieds interpretiert werden können. Dabei läßt die geringe Zahl der Objekte von Steinheim zwar noch einige Zweifel hinsichtlich der Variationsbreite offen, doch zeigt die Population von Sansan Merkmale, die in Steinheim unbekannt sind. Andere liegen in einer gänzlich anderen Häufigkeitsverteilung vor (Tabelle 7).

Am wichtigsten ist wohl die Tendenz, bei den unteren und oberen ersten Molaren die Vorderknospe von der Spitze her zu teilen bei der Population von Sansan, dazu der Ansatz von zwei rückwärtigen Graten am M_1. Ebenso ist ein breiter Fortsatz des Anterolophids des M_2

nach lingual bei den meisten Stücken von Sansan entwickelt, in Steinheim jedoch unbekannt. Demgegenüber ist in der Population von Sansan ein Metaconidsporn am M_1 noch häufig vorhanden, in Steinheim nicht. Dieses Merkmal bedingt die Ähnlichkeit von *D. gaillardi* und *D. affinis*. Die zwei Exemplare des M^3 von *D. gaillardi* von Steinheim sind wesentlich länger und morphologisch vollständiger als die von Sansan.

Die Population von Sansan erinnert also in manchen Zügen noch an *D. mutilus*, von dem sie sich durch eine Reihe von progressiven Merkmalen und Komplikationen unterscheidet, die eine Beziehung zu *D. gaillardi* vortäuschen.

Tabelle 7: Merkmalsvergleich von *Democricetodon* sp. von Sansan und *D. gaillardi* von Steinheim

Merkmal	Democricetodon sp. Sansan	D. gaillardi Steinheim
Anteroconid geteilt	57%	0%
unterer M1 einfach	43%	100%
Am Anteroconid		
1 rückwärtiger Grat	38%	100%
2 rückwärtige Grate	62%	0%
Ohne Metaconidsporn	34%	100%
vorhanden	66%	0%
Protoconidvorderarm		
unterbrochen	13%	25%
vollständig	83%	75%
Mesolophid kurz	0%	0%
mittel	0%	20%
lang	100%	80%
unterer M2		
Anterolophid stark	67%	0%
lingual schwach	33%	100%
unterer M3 fehlt	17%	50%
Mesolophid kurz	33%	33%
lang	50%	17%
oberer M1 geteilt	65%	0%
Anteroconus einfach	35%	100%
Mesoloph kurz	0%	0%
mittel	30%	100%
lang	70%	0%
Ohne Anteromesoloph	22%	0%
schwach	29%	60%
bis Labialrand	49%	40%

2.5. *Democricetodon freisingensis* und seine Beziehungen

Vergleicht man die Stücke von Giggenhausen, die Typuspopulation FAHLBUSCHS (1964, Abb. 30, 31), mit *D. gaillardi* von Steinheim, so zeigen sie ähnliche Unterschiede wie die von Sansan, nur noch stärker ausgeprägt. So sind immer wenigstens zwei rückwärtige Grate am Anteroconid des M_1 entwickelt, während die Stücke von Steinheim immer nur einen besitzen. Die linguale Fortsetzung des Anterolophids am M_2 ist, wie bei den Stücken von Sansan weit vom Metalophulid I abgesetzt und kräftig. Die Häufigkeit eines Ectomesolophids übertrifft nun die der Population von Sansan und wird der von Steinheim ähnlich. Bei den oberen Zähnen sind Mesoloph und Anteromesoloph fast immer lang. Der M^3 ist meist größer als bei der Population von Sansan, hat jedoch meist noch keinen klar erkennbaren Metaconus ausgebildet.

Damit erweist sich *Democricetodon freisingensis* FAHLBUSCH 1964 als modernere und größere Fortsetzung der Population von Sansan. Damit wäre der Name *D. freisingensis* auch für diese Population, die ja von *D. gaillardi* verschieden ist, verfügbar. Sie könnte jedoch wegen der geringeren Größe und des ursprünglicheren Merkmalsbestandes auch als eigene Art abgetrennt werden.

2.6. *Collimys primus* und *Collimys transversus*

Die Typusserie von *Collimys primus* DAXNER-HÖCK 1972, der Typusspezies der Gattung, besteht aus vier Zähnen, die vier Zahnpositionen belegen. Die dreizehn Einzelzähne von Steinheim belegen fünf Zahnpositionen, lediglich der M_3, der vom Eichkogel belegt ist, fehlt in Steinheim. Damit sind drei vergleichbare Zahnpositionen vorhanden, die beiden vorderen Molaren und der zweite des Oberkiefers.

Zwei generell alle Zähne betreffende Merkmale verbinden beide Arten: Die stark angeschwollenen Grate und Höcker mit entsprechender Einengung der Zahngruben und die transversale Streckung der Synklinen und Synkliniden. Ein drittes Merkmal ist bei der älteren Form nur im Ansatz erkennbar: Die Entwicklung einer horizontalen Kaufläche unter Einbeziehung des hochgezogenen Mesolophs resp. Mesolophids. Sie spart bei der älteren Form die „posttriten" Höcker länger aus, so daß diese dann isoliert über eine gemeinsame, schräge Kaufläche auf den „pratriten" Höckern und dem Mesoloph oder Mesolophid herausragen, solange bis dann auch die „posttriten" Höcker einbezogen werden. Doppelte Jochkanten, wie sie bei *Democricetodon* weit verbreitet sind, kommen nicht vor.

Dagegen fehlt der älteren Form von Steinheim noch die deutliche Fältelung der Höcker und die beginnende Hochkronigkeit. Stellt man den großen Zeitunterschied der Funde, MN 7 bis MN 10 in Rechnung, so ist dies leicht mit der langen Entwicklungszeit zu erklären.

Andere Merkmale, die in Steinheim noch entwickelt sind, fehlen den Stücken vom Eichkogel: Das Ectomesolophid der unteren Molaren und die Verdoppelung des Längsgrates auf dem Hinterabhang des Anteroconids des M_1. Sie wurden wegen der Enge des Sinusids und des Anterosynklinids eliminiert.

2.7. *Collimys transversus* und *Democricetodon*

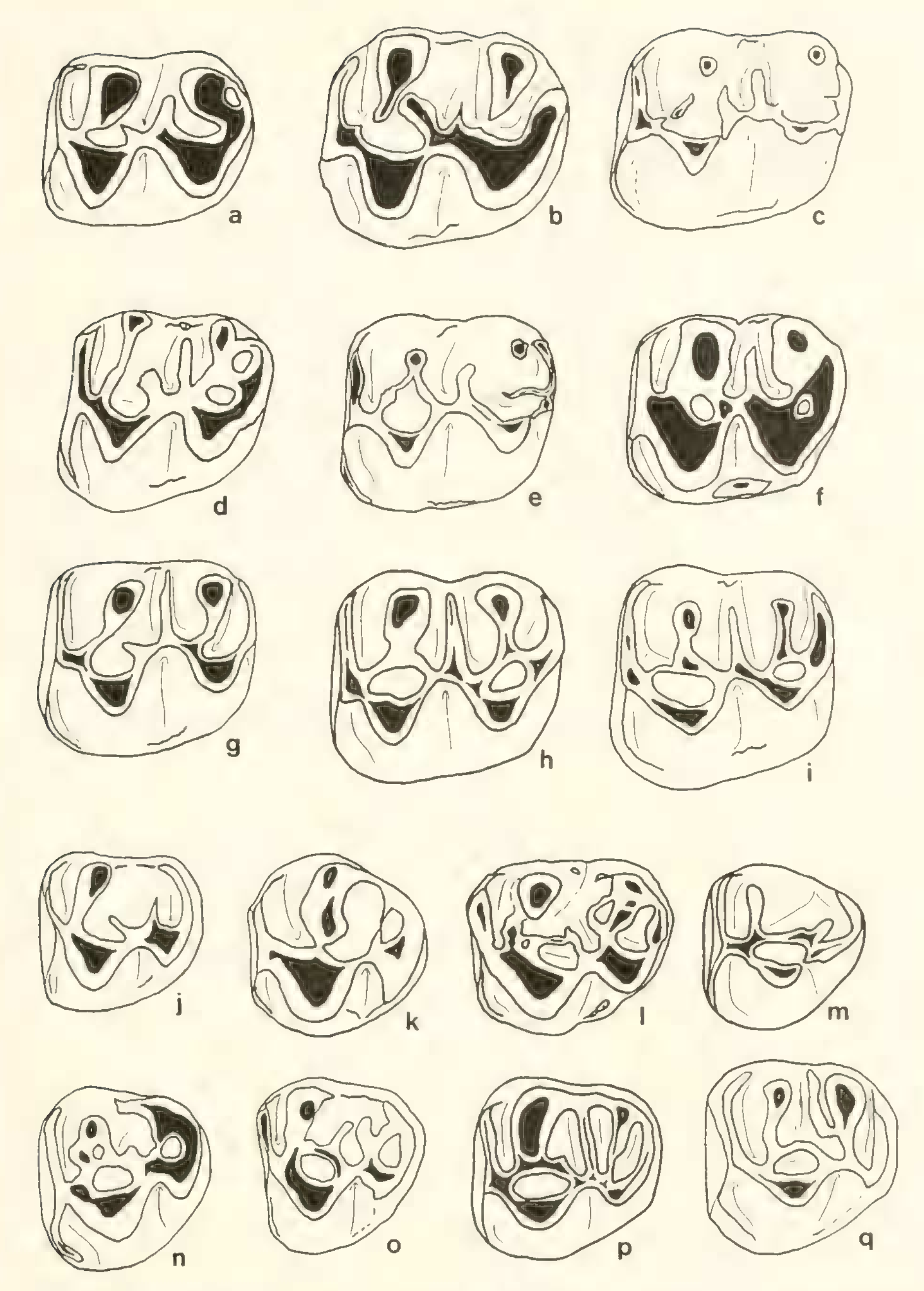
KÄLIN (1993, S. 126 ff.) beschrieb eine ähnliche Form als *Democricetodon* nov. sp. vom Nebelbergweg. In der Tat ist die morphologische Ähnlichkeit zum Formenkreis des *Democricetodon freisingensis* zunächst frappierend. Gäbe es nicht die spätere Art *C. primus*, könnte man *Collimys transversus* und diese Form ohne weiteres als etwas aberrante Vertreter von *Democricetodon* ansehen.

Mit *Democricetodon* stimmen folgende Merkmale überein:

Kurze, ungespaltene Vorderknospen der ersten Molaren, Ectomesolophid am Vorderabhang des Hypoconids der unteren Molaren, kein Paraconussporn an den oberen Molaren.

Abb. 5: Vergleich der zweiten und dritten Oberkiefermolaren großer *Democricetodon*-Arten, (okklusale Ansicht, × 20 vergr., als linke abgebildet), a–i M2, j–q M3

a: *D. affinis* La Grive, Lyon, Orig. z. SCHAUB 1925, invers, b: *D. affinis*, Steinheim, SNS 46031, c: *D. gaillardi*, Steinheim, NMB Sth 42/G1, d: *D. affinis* La Grive, NMB Coll. MAJOR, e: *D. affinis*, Steinheim, NMB Sth 42/G4, f: *D. gaillardi*, Steinheim, NMB Sth 42/H3, g: *D. mutilus*, Langenmoosen, BSP 1951 XXVII 10, umgezeichnet aus FAHLBUSCH 1964, h: *D. freisingensis*, Giggenhausen, BSP 1952 XIV 4, umgezeichnet aus FAHLBUSCH 1964, i: *D.* aff. *freisingensis*, Sansan NMB, Orig. z. STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 235, j: *D. affinis* La Grive, Lyon, Orig. z. SCHAUB 1925, invers, k: *D. affinis*, Steinheim, SNS 46031, l: *D. gaillardi*, Steinheim, SNS 40369/L5, invers, m: *D. mutilus*, Langenmoosen, BSP 1951 XXVII 23, umgezeichnet aus FAHLBUSCH 1964, n: *D. affinis*, La Grive, NMB Coll. MAJOR, o: *D. affinis*, Steinheim, SNS 40364/L4, invers, p: *D. freisingensis*, Giggenhausen, BSP 1952 XIV 218, umgezeichnet aus FAHLBUSCH 1964, q: *D.* aff. *freisingensis*, Sansan, NMB Orig. z. STEHLIN & SCHAUB 1951, Abb. 235.



Innerhalb dieser Gattung deuten spezifische Merkmale auf eine engere Verwandtschaft zum Formenkreis des *D. freisingensis* hin: Die Entwicklung von zusätzlichen Graten auf der Rückseite des Anteroconids am M_1, die große Häufigkeit des Ectomesolophids und die Stärke des vorderen Quersporns am M_1. Die langen Mesolophe und Mesolophide kommen zwar auch bei anderen Formen vor, sind jedoch gerade bei *D. freisingensis* und der Population von Sansan besonders ausgeprägt.

Folgende Merkmale unterscheiden *C. transversus* von *D.* aff. *freisingensis* von Sansan: Die geringere Biegung oder Knickung der Synklinen und Synklinide, die stärker transversal ausgerichtet werden, das Fehlen doppelter Jochkanten, die Anschwellung der Höcker und Grate bei gleichzeitiger Enge der Gruben, die beginnende Fältelung einiger Kronenelemente und die frühe Herausbildung einer ebenen Kaufläche unter Einbeziehung des Mesolophs/lophids.

Gerade diese Merkmale verbinden die Arten *Collimys transversus* und *C. primus. C. transversus* stellt also ein morphologisches Bindeglied zwischen *C. primus* und den fortschrittlicheren *Democricetodon*-Arten dar.

2.8. Morphologische Beziehungen zu jüngeren Gattungen

Fahlbusch (1969, S. 104 ff.) hat die Vorstellung vertreten, seine Gattung *Kowalskia* könne auf *Democricetodon*, speziell auf die *gaillardi*-Gruppe zurückgeführt werden, wobei er *Rotundomys hartenbergeri* in *Kowalskia* einbezog. In der Folgezeit haben Mein & Freudenthal (1971, S. 28) auf die Beziehung zwischen *Rotundomys* und *Democricetodon „gaillardi"* auct. hingewiesen. Mehrere Autoren haben sich mit den Verwandtschaftsverhältnissen und der gegenseitigen Abgrenzungen der Gattungen *Kowalskia* Fahlbusch 1969, *Rotundomys* Mein 1965 und *Cricetulodon* Hartenberger 1965 beschäftigt. Daxner-Höck (1972, S. 141 ff.) faßt diese Diskussion zusammen.

An der Auffassung, daß sowohl *Kowalskia* als auch *Rotundomys* auf *Democricetodon*-Formen zurückgehen, bei denen eine Teilung von Anteroloph und Anterolophid vorgeformt ist, hat sich seither nichts mehr geändert. Unter den besprochenen Formen haben dieses Merkmal jedoch zwei Linien. Keine Ansätze dazu haben *Democricetodon mutilus* und *D. affinis*. Auch *D. gaillardi* s. str., der alle anderen Komplikationen der progressiveren Formen hat, zeigt keine Entwicklung in dieser Richtung.

Vergleicht man *Democricetodon freisingensis* (einschließlich seines Vorläufers von Sansan) und *Collimys transversus* mit den jüngeren Gattungen, so scheidet *Collimys* als eine dieser Linien aus deren Aszendenz aus, da diese Gattung Mesoloph und Mesolophid verstärkt und früh in die Kaufläche einbezieht. Mit der Verdickung der Höcker und der Einengung der Zahngruben beginnt die Entwicklung zur Hochkronigkeit früher als bei den Gattungen des Obermiozäns. Diese beginnen beide mit niederkronigen Formen, bei deren oberen Molaren beide Protolophuli erhalten sind, während *Collimys* schon in Steinheim diese Doppelverbindung abgebaut hat.

Als Vorläufer für diese jüngeren Formen kommt also nur eine Linie infrage, die über *Democricetodon freisingensis* oder eine nahe verwandte Form geht. *Collimys transversus* kommt auch nicht als Vorläufer der hochkronigen *Rotundomys*-Arten infrage, weil diese mit der Reduktion von Mesoloph und Mesolophid, sowie aller weiteren Zusatzgrate einen anderen Weg zur Hochkronigkeit einschlagen.

3. Ergebnisse

3.1. Phylogenetische Ergebnisse

Wertet man die Beobachtungen an den verschiedenen großen *Democricetodon*-Arten aus, so ergibt sich für die Ursprungsform folgender hypothetischer Merkmalsbestand: Der Anteroconus der M^1 ist einfach und schmal. Das Anteroconid der M_1 ist einfach, kurz und spitz und geht

lingual und labial in ein hohes, scharfes Cingulum über. Mesoloph und Mesolophid sind, mit Ausnahme der letzten Molaren, lang. Die letzten Molaren sind kurz und morphologisch reduziert; ein hinteres Höckerpaar ist nur beim M_3 entwickelt. Der M_1 besitzt einen nach vorn gerichteten Metaconidsporn. Vordere Quersporne fehlen noch. Ein Ectomesolophid ist selten ausgebildet.

Im höheren Untermiozän (MN 5) liegen zwei Entwicklungslinien vor. Eine kleinwüchsigere wird von *Democricetodon* aff. *mutilus* von Vieux Collonges repräsentiert. Sie unterscheidet sich vom größeren *D. mutilus* aus Süddeutschland vor allem durch das Fehlen eines Metaconidsporns am M_1. Möglicherweise bildet sie den Ausgangspunkt für *D. affinis* des höheren Mittelmiozäns.

Democricetodon mutilus steht der Ausgangsform näher. Er bleibt in Süddeutschland bis ins Mittelmiozän (MN 6) erhalten und erlebt einige Merkmalsverschiebungen. So werden Metaconidsporn, Mesoloph und Mesolophid allmählich abgebaut. Der Anteroconus des M^1 wird breiter und entwickelt gelegentlich ein Vordercingulum. Das Cingulum lingual vom Anteroconid des M_1 wird niedriger und kann verschwinden. Bei den jüngsten Vertretern der Art ist der M_3 bereits länger und beginnt ein eigenständiges Mesolophid zu entwickeln, wobei gleichzeitig das Sinusid weniger weit nach lingual vordringt.

Im Mittelmiozan (MN 6) tritt eine weitere Entwicklungslinie auf, die bisher erstmals in Sansan beobachtet wurde. Sie ist etwas kleiner als *D. mutilus* und unterscheidet sich vor allem durch eine stärkere Tendenz zur Teilung von Anteroconus und Anteroconid. Dieses ist breiter gerundet und weniger klar von seinen Cingula abgesetzt. Die Verlängerung des M_3 geht ebenso langsam voran wie bei *D. mutilus*.

Diese Linie läßt sich wenigstens bis zum Ende des Mittelmiozäns in *D. freisingensis* verfolgen, der schon einen deutlich größeren M_3 mit meist vollständigem Mesolophid besitzt. Zugleich wird das Ectomesolophid haufig. Diese Art geht vermutlich im Obermiozän in die Gattungen *Kowalskia* und *Rotundomys* uber. Diese wiederum beginnt schon mit reduziertem Mesoloph und Mesolophid, verliert bald auch die doppelte Gratverbindung des Paraconus und wird hochkronig. *Kowalskia* bleibt dagegen niederkronig und baut allmählich die Spaltung des Anteroconids zu einem weiteren Höckerpaar aus. Bei ihr bleiben Mesoloph und Mesolophid lang.

Im höheren Mittelmiozän (MN 7) von La Grive und Steinheim ist *D. affinis* nachgewiesen, der durch den Verlust des Metaconidsporns, die beginnende Reduktion des lingualen Vorderknospencingulums am M_1 und kurze Mesolophe/ide gegenüber *D. mutilus* moderner wirkt. *D. gaillardi*, ebenfalls von Steinheim, mit stärkeren Anteromesolophen, langerem Mesoloph und Mesolophid und häufigeren Ectomesolophiden wird als nahe verwandte Schwesterart angesehen. Da ihr die Spaltung der Vorderknospen fehlt, kann sie mit jüngeren Formen nichts zu tun haben. Diese beiden Arten scheinen noch im Mittelmiozän zu verschwinden.

Als vierte Entwicklungslinie tritt im Mittelmiozän erstmals die bisher aus dem Obermiozän bekannte Gattung *Collimys* mit der urtümlichen Form *C. transversus* auf. Sie zeigt noch Anklänge an *Democricetodon*. Die Verstärkung der Mesolophe und Mesolophide, vereinzelt auftretende Doppelgrate am Hinterabhang des Anteroconids und die Häufigkeit eines starken Ectomesolophids und eines starken vorderen Quersporns der M_1 deuten auf eine Verwandtschaft mit der Linie von *D. freisingensis* hin. Der Verlust der doppelten Gratverbindung des Paraconus und die frühen Anzeichen einer Hochkronigkeit schließen sie aus der Vorfahrenschaft von *Kowalskia* und *Rotundomys* aus.

3.2. Ökologische Bemerkungen

Die große Zahl von Cricetidenarten der Fundstelle Steinheim a. Aalbuch ist zweifellos auf sehr unterschiedliche Biotope in der Umgebung zurückzuführen. Die Zusammensetzung der verschiedenen Faunen in der Oberen Süßwassermolasse Bayerns zeigt, daß *Democricetodon* insbesondere in den mit starkerem Relief versehenen proximalen Flußlandschaften verbreitet war, wahrend die distalen Flachländer vor allem von *Megacricetodon* und *Cricetodon* besiedelt wurden. Innerhalb des Verwandtschaftskreises von *Democricetodon* gibt es offenbar weitere Differenzierungen.

Es fallt auf, daß die Gruppe um *D. affinis* sich außer in Steinheim nur in den Karstspalten von La Grive und Vieux Collonges fand. Das legt nahe, daß es sich um Tiere des trockenen, verkarsteten Umlandes gehandelt hat. Ahnliches kann man für *Collimys transversus* vermuten, da sich die einzige weitere Fundstelle einer ahnlichen Form ebenfalls in einem lokalen Becken auf jurassischen Kalkgesteinen, am Nebelbergweg, fand.

Die spätere Art *C. primus* ist jedoch aus der alpinen Molasse des Eichkogels und aus den Flußablagerungen von Dorn Durkheim im Mainzer Becken bekannt und gehört damit wohl eher in feuchtere Umgebung. Da auch die wenigen Vorkommen von *D. freisingensis* und seinem Vorlaufer aus feinkornigen Molassesedimenten stammen, muß auch für diese Gruppe eine feuchte Umgebung angenommen werden.

Eine Korrelation des Gebißmusters mit diesen Habitatpraferenzen laßt sich nicht herstellen.

4. Literatur

BAUDELOT, S. (1972): Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). – Thèse Univ. Toulouse **496**: 1–364, 90 Abb., 32 Tab., 16 Taf., Toulouse.

BOLLIGER, T. (1992): Kleinsäugerstratigraphie in der miozänen Hörnlischüttung (Ostschweiz). – Documenta naturae **75**: 1–296, 106 Abb., 23 Tab., München.

BOON, E. (1991): Die Cricetiden und Sciuriden der Oberen Süßwassermolasse von Bayerisch Schwaben und ihre stratigraphische Bedeutung. – Diss. München, 143 S., 33 Abb., 18 Tab., 7 Taf.

DAXNER-HOCK, G. (1972): Cricetinae aus dem Alt-Pliozän vom Eichkogel bei Mödling (Niederösterreich) und von Vösendorf bei Wien. – Paläont. Z. **46** (3/4): 133–150, 3 Abb., 6 Diag., 1 Tab., Taf. 21, 22, Stuttgart.

DEHM, R. (1952): Über den Fossilinhalt von Aufarbeitungslagen im tieferen Ober-Miocän Südbayerns - Geol.Bavarica **14**: 86–90, München.

DEHM, R. (1961): Über neue tertiäre Spaltenfüllungen des süddeutschen Jura- und Muschelkalk-Gebietes – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist.Geol. **1**: 27–56, 5 Abb., 2 Taf., München.

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Baselland **28**: 35–363, 134 Abb., 38 Diag., 6 Tab., 6 Taf., Liestal.

FAHLBUSCH, V. (1964): Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl. N. F. **118**: 1–136, 67 Abb., 7 Taf., München.

FAHLBUSCH, V. (1969): Pliozäne und Pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen – Acta Zool. Cracov. **14**: 99–138, 4 Abb., 11 Taf., Krakau.

FEJFAR, O. (1974): Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. – Palaeontographica Abt. A. **146**: 100–180, 35 Abb., 1 Taf., Stuttgart.

FILHOL, H. (1891): Études sur les Mammifères fossiles de Sansan. 1–319, 46 Taf. Paris.

FRAAS, O. (1870): Die Fauna von Steinheim. – Württ.Naturwiss.Jh. **26** (2/3): 145–306, 11 Taf., Stuttgart.

HARTENBERGER, J.-L. (1965): Les Cricetidae (Rodentia) de Can Llobateres (Néogène de l'Espagne) – Bull. Soc. Géol. France 7 (7): 487–498, 1 Abb., Paris.

HEISSIG, K. (1990): The Faunal Succession of the Bavarian Molasse reconsidered - Correlation of MN 5 and MN 6 Faunas. – European Neogene Mammal Chronology, Ed. LINDSAY, E.H. et al., NATO ASI Ser.A: Life Sci. **180**: 181–192, 7 Abb., New York.

KÄLIN, D. (1993): Stratigraphie und Säugetierfaunen der Oberen Süsswassermolasse der Nordwestschweiz. – Diss. ETH **10152**: 1–238, 120 Abb., 46 Tab., Zürich.

LARTET, E. (1851): Notice sur la colline de Sansan.- 1–45, Auch.

MEIN, P. (1965): *Rotundomys*, nouveau genre de Cricetidae (Mammalia, Rodentia) de la faune neogène de Montredon (Hérault). – Bull. Soc. géol. France, **7**: 421–425, Paris.

MEIN, P. (1990): Updating of MN-Zones. – European Neogene Mammal Chronology, Ed. LINDSAY, E.H. et al. – NATO ASI Ser. A: Life Sci. **180**: 73–90, 2 Tab., New York.

MEIN, P. & FREUDENTHAL, M. (1971): Une nouvelle classification des Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe - Scripta Geol. **2**: 1–37, 2 Taf., Leiden.

SCHAUB, S. (1925): Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs und ihre lebenden Verwandten. – Abh. Schweiz. Pal. Ges. **45**: 1–112, 15 Abb., 5 Taf., Basel.

SCHAUB, S. & ZAPFE, H. (1953): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSSR). Simplicidentata. – Sitz.-Ber. österr. Alad. Wiss. math.-naturw. Kl. Abt.I **162** (3): 181–215, 5 Abb., 3 Taf., Wien.

SCHÖTZ, M. (1993): Zwei Hamsterfaunen (Rodentia, Mammalia) aus der niederbayerischen Molasse. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläon. hist. Geol. **33**: 155–193, 9 Abb., 9 Taf., München.

STEHLIN, H.G. & SCHAUB, S. (1951): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. Paläont. Abh. **67**: 1–385, 620 Abb., Basel.

WOOD, A. E. & WILSON, R. W. (1936): A suggested Nomenclature for the cusps of the Cheek Teeth of Rodents.– Journ. Paleon. **10**: 388 –391, 2 Abb., Menasha.

WU, W. (1982): Die Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse von Puttenhausen (Niederbayern). – Zitteliana **9**: 37–80, 16 Abb., 3 Tab., 3 Taf., München.

ZIEGLER, R. & FAHLBUSCH, V. (1986): Kleinsäugerfaunen aus der basalen OSM Bayerns - Zitteliana **14**: 3–80, 31 Abb., 17 Tab., 10 Taf., München.

Tafel 1

Collimys transversus n.sp., Einzelzähne von Steinheim a. A.

Fig. 1: M_1 li., Staatl. Naturkundemuseum Stuttgart (SNS), 40369/F3

Fig. 2: M_2 re., Naturhistorisches Museum Basel (NMB), Sth 106/D3

Fig. 3: M_1 li., NMB, Sth 106/A1

Fig. 4: M_2 re., NMB, Sth 64/D1

Fig. 5: M^1 li., NMB, Sth 64/G1

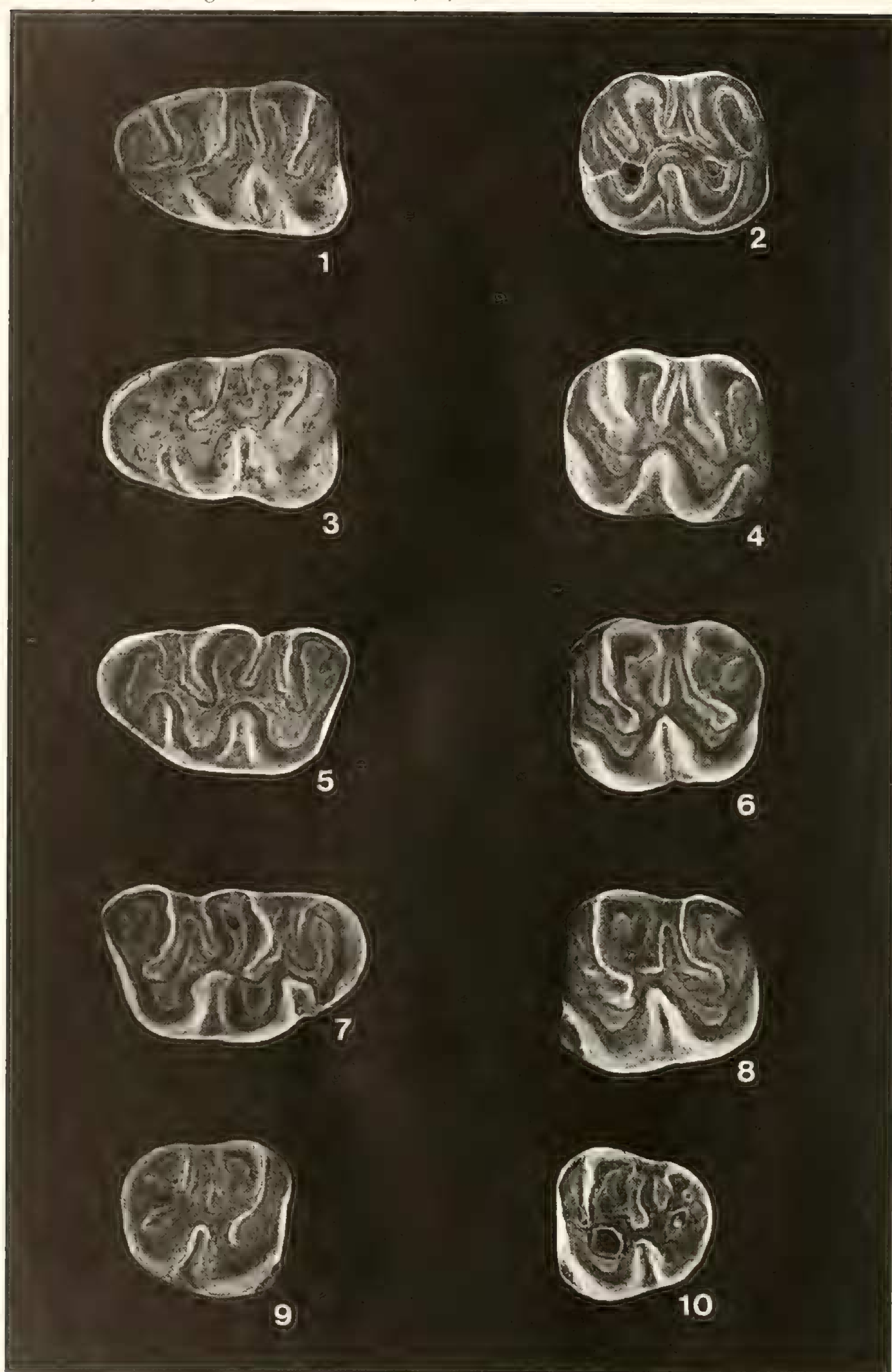
Fig. 6: M^2 li., NMB, Sth 42/G6

Fig. 7: M^1 re., Holotypus, NMB, Sth 106/H1

Fig. 8: M^2 li., NMB, Sth 106/J2

Fig. 9: M^3 re., SNS, 40369/L6

Fig. 10: M^3 li., NMB, Sth 106/M2



KURT HEISSIG: *Collimys transversus* **Tafel 1**